
3 月 March
2019，62(3)：343 - 350

昆　虫　学　报
ACTA ENTOMOLOGICA SINICA

http：//www. insect. org. cn
doi：10. 16380/j. kcxb. 2019. 03. 008

施钾与蚜虫取食诱导的水杨酸对马铃薯抗虫性的影响

徐松鹤[1]，李丽娜[2]，白　雪[1]，郭美兰[1]，任　琴[1,*]

（1. 集宁师范学院生命科学学院，内蒙古乌兰察布 012000；
2. 河北农业大学生命科学学院，河北保定 071001）

摘要：【目的】探讨施钾条件下，蚜虫取食诱导的水杨酸在促进马铃薯 *Solanum tuberosum* 抗虫性方面的作用机制，为提高作物抗虫性提供科学依据。【方法】施钾（外施硫酸钾 6 g/株）、虫害（桃蚜 *Myzus persicae* 取食，5 头成虫/株）、施钾 + 虫害及外源水杨酸（浓度分别为 15，30 和 45 μmol/L，喷施量 20 mL/株）条件下，测定马铃薯叶片中水杨酸和脯氨酸含量、苯丙氨酸解氨酶（PAL）活性及抗氧化酶［过氧化物酶（POD）、超氧化物歧化酶（SOD）、过氧化氢酶（CAT）］活性。【结果】结果表明：与未处理对照相比，施钾、虫害、施钾 + 虫害处理后马铃薯叶片中内源水杨酸含量分别增加了 1.1，1.3 和 1.5 倍，PAL 活性分别增加了 23.3%，22.3% 和 35.0%。在施钾、虫害、施钾 + 虫害 3 个处理中，施钾 + 虫害处理的马铃薯叶片中内源水杨酸含量和 PAL 活性均为最高。用不同浓度外源水杨酸喷施马铃薯叶片，不论是否施钾，用浓度为 15 μmol/L 水杨酸喷施马铃薯植株后，其 SOD 活性均显著高于对照组。施钾后除喷施 30 μmol/L 水杨酸溶液外，喷施 15 和 45 μmol/L 水杨酸溶液的马铃薯植株 POD 活性均显著高于各自对照，活性分别为各自对照的 1.7 和 1.8 倍。施钾组中 CAT 活性在 15 和 30 μmol/L 水杨酸喷施后均显著高于对照，分别为对照的 1.3 和 1.5 倍。喷施 15 μmol/L水杨酸后，马铃薯叶片中脯氨酸含量（1.2 OD/g pro）较对照（0.4 OD/g pro）显著升高。【结论】虫害、施钾 + 虫害处理均能提高马铃薯叶片中水杨酸含量和 PAL 活性。15 μmol/L 外源水杨酸显著提高了施钾组中 POD，SOD 和 CAT 活性及脯氨酸含量，说明 15 μmol/L 是所用最适水杨酸浓度，该浓度下水杨酸与施钾具有正交互作用。结果提示虫害与施钾共同作用能增强水杨酸信号途径，从而提高植物的抗虫性。

关键词：马铃薯；水杨酸；钾肥；桃蚜；抗氧化酶；脯氨酸含量

中图分类号：Q966　　**文献标识码：**A　　**文章编号：**0454-6296(2019)03-0343-08

Effect of potassium application and aphid feeding-induced salicylic acid on insect resistance in potato

XU Song-He[1], LI Li-Na[2], BAI Xue[1], GUO Mei-Lan[1], REN Qin[1,*] (1. School of Life Sciences, Jining Normal University, Wulanqab, Inner Mongolia 012000, China; 2. College of Life Sciences, Hebei Agriculture University, Baoding, Hebei 071001, China)

Abstract:【Aim】This study aims to explore the mechanism of aphid feeding-induced salicylic acid (SA) in improving the insect resistance of potato (*Solanum tuberosum*) under potassium application, so as to provide the scientific basis for insect resistance in crops.【Methods】The endogenous contents of SA

基金项目：国家自然科学基金项目（31160368）；内蒙古自然科学基金项目（2014MS0354）；集宁师范学院校级科研创新团队建设项目（jstd1703）；集宁师范学院校级重点实验室项目（jskypt1702）；乌兰察布市经济作物病虫害防治中心（jsyjs1708）
作者简介：徐松鹤，男，1981 年 6 月生，内蒙古包头人，硕士，副教授，研究方向为昆虫生态，E-mail：xusonghe163@163. com
[*] 通讯作者 Corresponding author，E-mail：renq1962@163. com
收稿日期 Received：2018-04-19；接受日期 Accepted：2018-12-17

and proline, and the activities of phenylalanine ammonia lyase (PAL) and antioxidases including peroxidase (POD), superoxide dismutase (SOD) and catalase (CAT) in potato leaves after potassium application (6 g potassium sulphate/plant), insect damage (aphid feeding, 5 adults of *Myzus persicae*/plant), potassium application plus aphid feeding, and spraying exogenous SA (20 mL/plant at the concentrations of 15, 30 and 45 μmol/L, respectively) were measured. 【Results】The results showed that the SA contents in potato leaves in the treatment groups of potassium application, aphid feeding, and potassium application plus aphid feeding were 1.1-, 1.3-, and 1.5-fold higher than that in the untreated control, respectively, and the PAL activities in these treatment groups were increased by 23.3%, 22.3% and 35.0% as compared to that in the untreated control, respectively. Both the SA content and PAL activity in potato leaves with potassium application plus aphid feeding were the highest among the above three treatments. Irrespective of potassium application, the SOD activities in potato leaves were increased significantly when the potato plants were sprayed with 15 μmol/L SA. After potassium application, the POD activities in potato leaves treated with SA at the doses of 15 and 45 μmol/L were 1.7- and 1.8-fold as high as those of the corresponding controls, respectively. Similarly, the CAT activities in potato leaves in potassium application group treated with SA at the doses of 15 and 30 μmol/L were 1.3- and 1.5-fold as high as those of the control groups, respectively. After 15 μmol/L exogenous SA was sprayed on potato leaves, the proline content in the treatment group (1.2 OD/g pro) was significantly higher than that in the control group (0.4 OD/g pro). 【Conclusion】Both treatments of aphid feeding and potassium application plus aphid feeding significantly enhance the endogenous SA content and the PAL activity in potato leaves. Spraying exogenous SA at the dose of 15 μmol/L on potato leaves can significantly increase the activities of anoxidases including POD, SOD and CAT and the proline content in the potassium application group, indicating that 15 μmol/L SA is the most suitable treatment concentration. At this treatment concentration a positive interaction between applying potassium and SA happens. The results suggest that both aphid feeding and potassium application can increase the SA signal pathways and so enhance plant resistance to pest insects.

Key words: *Solanum tuberosum*; salicylic acid; potassium fertilizer; *Myzus persicae*; anoxidase; proline content

马铃薯 *Solanum tuberosum* 是内蒙古乌兰察布市农民脱贫致富、建设新农村的支柱产业,其种植面积和产量占内蒙古自治区的 50% 左右。桃蚜 *Myzus persicae* 是马铃薯生长过程中最常见的害虫之一,除吸食植物体内的汁液使植株生育不良外,还能传播多种马铃薯病毒和纺锤块茎类病毒,严重影响马铃薯产量和品质。

植物的诱导防御与其信号途径及其调节的次生代谢物密切相关(Sun *et al*., 2010)。其中水杨酸(salicylic acid, SA)是植物体内普遍存在的内源信号分子之一,能诱导植物产生许多生理性状(回振龙等, 2014)。已有的研究表明,水杨酸途径是植物介导的防御植食性昆虫最重要的途径之一(Bostock *et al*., 2005; Kästner *et al*., 2014)。水杨酸信号途径参与了刺吸式害虫如蚜虫、二斑叶螨 *Tetranychus urticae* 等取食诱导的植物防御反应,蚜害后水杨酸含量增加,激活并增加与植物抗性有关的基因表达(Reymond, 2013)。蚜虫侵染大麦、棉花后,引起苯丙氨酸解氨酶(phenylalanine ammonialyase, PAL)活性升高,且大麦抗蚜品种中水杨酸含量及其代谢途径中关键性酶——苯丙氨酸解氨酶活性均高于敏感品种(Chaman *et al*., 2003);用不同韭菜品种接虫后,苯丙氨酸解氨酶和过氧化物酶活性均有所提高(潘敏等, 2005)。西花蓟马 *Frankliniella occidentalis* 取食、机械损伤及外源水杨酸甲酯(methyl salicylic acid, MeSA)和茉莉酸(jasmonic acid, JA)处理均能明显提高过氧化物酶(peroxidase, POD)的活性,且外源 MeSA 和 JA 诱导在 48 h 达到最高峰(从春蕾等, 2014)。

钾在马铃薯产量、品质和抗性中有着特殊的作用(Lakshmi *et al*., 2012)。就其抗性而言,Armengaud 等(2004)认为,外源钾浓度的改变,通过

植物体内钙等信号激活茉莉酸代谢途径，使茉莉酸类合成加速，植物的抗虫性提高。Jayasekara 等(2002)则认为，植物受到虫害胁迫后，体内 SA 含量增加，激活了与植物抗性有关基因的表达。而赵丽艳(2006)研究发现，蚜虫取食小麦后，既激活了茉莉酸介导的信号传导途径，也激活了水杨酸介导的信号传导途径。王祎等(2014)研究表明，供钾充足的小麦在蚜虫为害后，JA 和 SA 信号传导途径可能分别在不同时间段内起主导作用。李刘杰(2009)研究发现，与对照相比，小麦施钾后(0.1 mg K_2O/kg 土)蚜虫群体显著降低，且植株中总酚、酚酸、木质素含量及其代谢相关酶活性达到最高。

我们在前期研究中发现，马铃薯施用硫酸钾后，桃蚜数量显著减少，且 675 g/m^2 施钾量对桃蚜的抑制效果最为强烈(马晓林等，2013)。本研究是在上述研究基础上，进一步研究施钾后马铃薯叶片中水杨酸含量的变化及对其防御物质的调控，旨在揭示钾肥增强马铃薯的抗虫机理，为有效地开展蚜虫的生态调控提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 供试植物与昆虫

马铃薯 *S. tuberosum* 品种为费乌瑞它(Favorita)，原产于荷兰，属早熟高产品种，其种子购于内蒙古乌兰察布市种子公司。桃蚜 *M. persicae* 试虫由中国农业科学院植物保护研究所提供。

1.2 马铃薯苗的种植与处理

实验于 2016 年 4 月下旬至 6 月在集宁师范学院园艺实训基地温室中完成。该土壤中全氮含量为 126 mg/kg，速效氮含量为 60.2 mg/kg，速效磷含量为 30.3 mg/kg，速效钾含量为 107 mg/kg。首先将马铃薯种子播种于用多菌灵消过毒的土中培养，室温条件下生长。5～6 周后将马铃薯苗移植于塑料盆中生长。分别选取长势一致、具有 4 片叶子的马铃薯 60 盆，将其分为 2 组，即对照组(不施钾组)和处理组(施钾组)。施钾组所施钾肥为硫酸钾，其用量按最低施钾量 75 000 株/hm^2 马铃薯计算，所施硫酸钾为 675 g/m^2，相当于 6 g/株。自然条件下生长 2 个月后，先从上述两组中各随机选取 12 盆植株，其中每个处理分别选取 6 株苗，每株接桃蚜 5 头，接虫枝用 80 目的纱网罩住，以防止蚜虫迁出。接虫处理 3 d 后，将虫害植株上的蚜虫扫掉后随机取样；其余 6 株不接虫。整个处理包括对照、施钾、接虫与施钾 + 接虫 4 种。每组处理重复 6 盆。用于内源水杨酸含量及 PAL 活性的测定。

上述剩余对照组和施钾组马铃薯各 48 盆，将其分别分为 4 组，每组 12 盆，除各自对照外，其余每株分别喷施不同浓度的水杨酸 20 mL 作为处理。8 组分别标记为 CK，SA1(15 μmol/L)，SA2(30 μmol/L)，SA3(45 μmol/L)，K，K + SA1(15 μmol/L)，K + SA2(30 μmol/L)和 K + SA3(45 μmol/L)。大约 1.5 h，水杨酸被完全吸收，随机对每组处理采样、标记，存放于 －80℃冰箱中备用。用于超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化物酶(POD)、过氧化氢酶(CAT)等活性测定。每组处理重复 12 盆。

1.3 不同处理马铃薯叶片中游离水杨酸含量的测定

水杨酸的提取与测定方法参考 Ren 等(2010)，并加以修改。取 1.2 节各处理样品 0.5～1 g 液氮研磨，粉末装入 10 mL 离心管中，加入 3 mL 90% 甲醇。室温震荡 1 h 提取。离心(7 500 g 4℃，15 min)，取上清入新管中，加入 2 mL 100% 甲醇重悬沉淀，再离心取上清。合并上清。加入 5% 三氯乙酸(TCA) 1.5 mL，超声破碎 2 min (32% 振幅，脉冲：开 5 s，关 5 s)。7 500 g 离心 15 min，取上清。加 3 mL 环已烷：乙酸乙酯 = 1∶1(v/v)，震荡 30 min，7 500 g离心 10 min，取上清至新管，60℃水浴自然风干。用乙腈 500 μL 溶解，过 0.2 μm 滤膜。

用 HPLC(Agilent 1200)测定游离水杨酸含量。其测定条件为：流动相为乙睛和醋酸水溶液(pH 3.1)，等梯度洗脱。起始两者的浓度为 3%∶97% (0 min)，后变为 61.2%∶28.8% (20 min)，终止时间 45 min。流速：0.7 mL/min；激发光(excitation)：295 nm；吸收光(emission)：405 nm。

1.4 马铃薯叶片中抗氧化酶活性的测定

各类酶的提取与活性测定方法参考 Jaiti 等(2009)，并加以修改。取 1.2 节各处理 0.1～0.2 g 叶片，加入预冷的 0.1 moL/L 磷酸钾缓冲液[pH 7.0，含 7% (w/v)聚乙烯吡咯烷酮]，冰浴研磨，然后加入 0.4 mL 10% (v/v) Triton X-100，并使最终体积为 4 mL。匀浆液于 10 000 g 4℃离心 10 min，上清液为各类抗氧化酶粗酶液。

将 30 μL 粗酶提取液加入到盛有 3 mL 反应混合液的试管中 (54 mL 14.5 mmol/L 甲硫氨酸溶液中分别加入 EDTA、NBT、核黄素溶液各 2 mL 溶液中)，准确照光 10 min，迅速测定 560 nm 下的 OD 值，以不加酶液的照光管为对照，以 OD_{560}/g pro 表示 SOD 活性。

在盛有 3 mL 反应混合液(磷酸缓冲液 50 mL,加入愈创木酚 28 μL,加热溶解,加入 30% H_2O_2 19 μL)的试管中,加入 30 μL 粗酶提取液,470 nm 波长下测量 OD 值,用 OD_{470}/g pro 表示 POD 活性。

在盛有 3 mL 反应混合液(磷酸缓冲液 200 mL,加入 0.3092 mL 30% H_2O_2)的试管中,加入 0.1 mL 粗酶提取液,240 nm 波长下测量 OD 值,用 OD_{240}/g pro 表示 CAT 活性。

1.5 马铃薯叶片中 PAL 活性的测定

提取方法如 1.4 节所示。PAL 活性测定为 20 ~ 50 μL 粗酶提取液加入到 950 ~ 980 μL 底物(0.02 mol/L 苯丙氨酸)中,30℃条件下保温 3 ~ 5 min,290 nm 条件下比色。以 ΔOD/g pro 表示 PAL 活性。

1.6 马铃薯叶片中脯氨酸含量的变化

分别称取 1.2 节各处理马铃薯叶片 0.5 g 于研钵中,用 3% 磺基水杨酸 3 mL 研磨匀浆,移至离心管中,在沸水浴中提取 10 min,冷却后离心(3 000 r/min),取上清液待测。

取 2 mL 上清液,分别加入 2 mL 蒸馏水、2 mL 冰醋酸和 4 mL 2.5% 酸性茚三酮试剂于具塞试管中,置沸水浴中显色 1 h,冷却后加入 4 mL 甲苯,盖好盖子振荡 0.5 min,静置分层,吸取红色甲苯相,于波长 520 nm 处测定 OD 值,以 OD_{520}/g pro 表示脯氨酸含量。

1.7 数据统计与分析

采用 SPSS 18.0 (SPSS Inc., 美国) 统计分析软件进行实验数据分析,Duncan 氏检验分析处理间平均值的差异显著性。

2 结果

2.1 施钾、虫害及其交互作用对马铃薯叶片中游离水杨酸含量及 PAL 活性的影响

图 1 为施钾、虫害及其交互作用处理条件下马铃薯叶片中水杨酸含量的变化,结果表明:与对照相比,虫害、施钾 + 虫害显著提高了马铃薯叶片中水杨酸含量,其中施钾 + 虫害处理比对照增加了 1.5 倍,比施钾和虫害单独处理分别增加了 1.4 和 1.2 倍;虫害处理比对照增加了 1.3 倍。施钾虽也提高了水杨酸含量,但方差分析结果显示,与对照无显著差异。

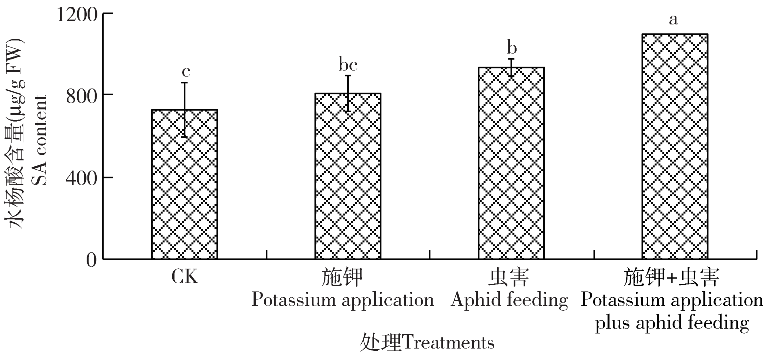


图 1 施钾、虫害及施钾 + 虫害对马铃薯叶片中游离水杨酸含量的影响

Fig. 1 Effect of potassium application, aphid feeding, and potassium application plus aphid feeding on the free salicylic acid (SA) content in potato leaves

施钾处理中外施硫酸钾 6 g/株,虫害处理中接 5 头桃蚜/株。所得数据为 6 次重复的平均值(± 标准差),柱上不同小写字母表示不同处理间差异显著($P < 0.05$,单因素 ANOVA 分析)。CK 为未处理对照。图 2 同。Potassium sulphate at the dose of 6 g/plant was applied in potassium application group, and 5 adults of *Myzus persicae* per plant were inoculated in aphid feeding group. Each value represents the average (± *SD*) of 6 replicates, and different lowercase letters above bars indicate significant differences among different treatments ($P < 0.05$) using one-way ANOVA. CK represents the untreated control. The same for Fig. 2.

图 2 结果表明,PAL 活性的变化与图 1 中水杨酸的变化基本一致。当马铃薯受到蚜虫侵染后,各处理条件下 PAL 活性均比对照有显著升高,其中施钾 + 虫害处理后,PAL 活性达到最高,较对照升高了 35.0%。施钾和虫害处理分别比对照增加了 23.3% 和 22.3%。

2.2 喷施水杨酸对马铃薯叶片中抗氧化酶活性的影响

在上述内源水杨酸含量和 PAL 活性研究的基础上,用不同浓度的外源水杨酸喷施马铃薯叶片,研究其对抗氧化酶活性的影响,为水杨酸促进抗虫提供科学依据。

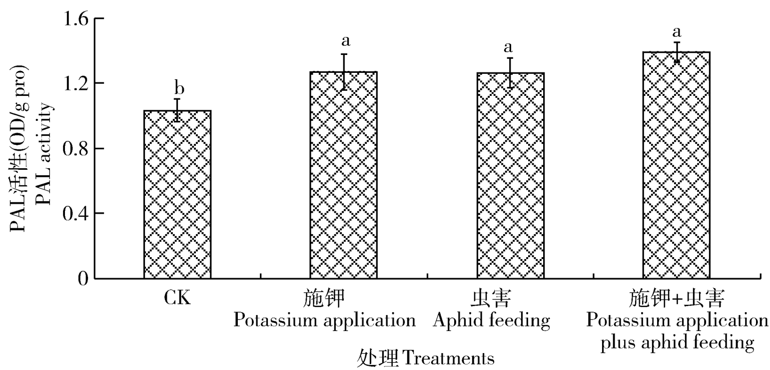


图 2 施钾、虫害及施钾 + 虫害对马铃薯叶片中苯丙氨酸解氨酶(PAL)活性的影响

Fig. 2 Effect of potassium application, aphid feeding, and potassium application plus aphid feeding on the PAL activity in potato leaves

如图 3 所示，分别用浓度为 15，30 和 45 μmoL/L 水杨酸溶液喷施马铃薯叶片后，其体内抗氧化酶活性测定结果表明，马铃薯叶片中 SOD（图 3：A）、POD（图 3：B）及 CAT（图 3：C）活性均受到不同程度的影响。与各自的对照相比，SOD 活性在 15 和 45 μmoL/L 水杨酸溶液喷施后，施钾组活性均显著升高。组内分析结果表明，不论是否施钾，其 SOD 活性在 15 μmoL/L 浓度下均显著升高（$P<0.05$），但其他水杨酸浓度处理后，SOD 活性均无显著变化（$P>0.05$）。

图 3（B）显示喷施水杨酸后 POD 活性的变化，结果表明：施钾后除喷施 30 μmoL/L 水杨酸溶液外，其余浓度处理后，其 POD 活性均显著高于各自对照（$P<0.05$），活性分别为各自对照的 2.0，1.7 和 1.8 倍。组内分析可以看出，当外源水杨酸喷施马铃薯叶片后，不施钾组中只有 30 μmoL/L 水杨酸

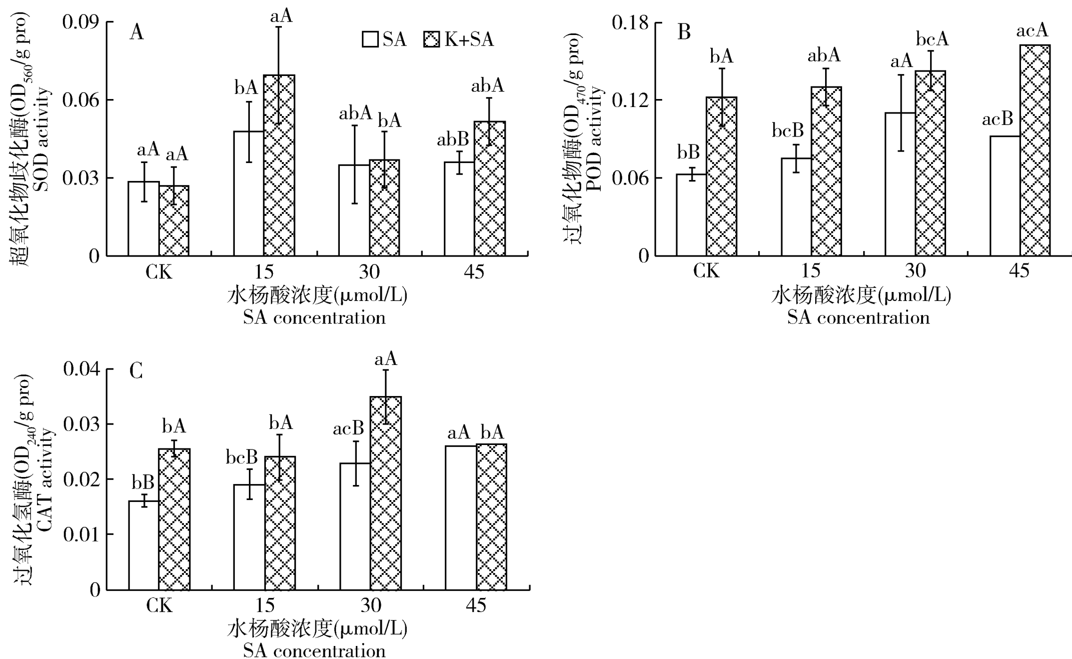


图 3 喷施不同浓度水杨酸对马铃薯叶片中抗氧化酶活性的影响

Fig. 3 Effect of different concentrations of salicylic acid (SA) on the activities of antioxidases in potato leaves

A：SOD；B：POD；C：CAT. 所得数据为 12 次重复的平均值（±标准差），柱上不同小写字母表示组内处理间差异显著（LSD 检验，$P<0.05$），不同大写字母表示组间差异显著（单因素 ANOVA 分析，$P<0.05$）。CK 为不施钾、不喷施水杨酸的马铃薯植株，SA 组代表水杨酸处理组，K + SA 代表施钾 + 水杨酸处理组，K + SA 组所施钾肥为硫酸钾（6 g/株）。图 4 同。Each value represents the average (±*SD*) of 12 replicates. Means within potato groups capped with different lowercase letters are significantly different (LSD test, $P<0.05$), while means between groups capped with different uppercase letters are significantly different (one-way ANOVA, $P<0.05$). CK represents potato plant untreated with potassium and SA, SA represents the SA treatment group, and K + SA represents the potassium application + SA treatment group. Potassium sulphate at the dose of 6 g/plant was applied in the K + SA group. The same for Fig. 4.

溶液处理后 POD 活性显著提高($P<0.05$),其余各处理间 POD 活性与对照无显著差异($P>0.05$);施钾组中,喷施 45 μmoL/L 水杨酸后,其 POD 活性较对照显著升高($P<0.05$)。

CAT 活性见图 3(C),结果表明:与各自对照相比,施钾组中除喷施 45 μmoL/L 水杨酸后,马铃薯叶片中 CAT 活性与对照无显著差异($P>0.05$)外,其余各处理均显著高于对照($P<0.05$),其 CAT 活性分别为对照的 1.6, 1.3 和 1.5 倍。组内方差分析结果显示,与对照相比,不施钾组和施钾组分别喷施不同浓度水杨酸后,其叶片中 CAT 活性仅 45 μmoL/L 水杨酸处理组显著高于对照($P<0.05$),其余均与对照无显著差异($P>0.05$)。

2.3 外源水杨酸喷施对马铃薯叶片中脯氨酸含量的影响

如图 4 所示,喷施 15 和 30 μmoL/L 的水杨酸后,马铃薯叶片中脯氨酸含量显著升高($P<0.05$)。组内脯氨酸含量分析表明,不施钾组中,喷施 45 μmoL/L 水杨酸后,脯氨酸含量虽有所升高,但方差分析结果显示,与对照差异不显著($P>0.05$);施钾组中,各处理间脯氨酸含量均与对照无显著差异($P>0.05$)。可以看出,施钾条件下,喷施 15 和 30 μmoL/L 水杨酸后,脯氨酸含量均显著提高($P<0.05$)。

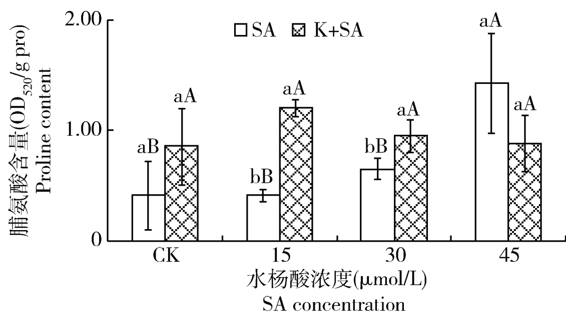


图 4 喷施不同浓度水杨酸对马铃薯叶片中脯氨酸含量的影响

Fig. 4 Effect of different concentrations of salicylic acid (SA) on the proline content in potato leaves

3 结论与讨论

植物在与植食性昆虫长期相互作用、共同进化过程中产生了一系列防卫体系,从而有效地抑制植食性昆虫对自身的侵害。植物对蚜虫等刺吸式害虫的防御多采用 SA 信号途径,以诱导植物对蚜虫等植食性昆虫产生防御反应(Smith and Boyko, 2007)。高粱 *Sorghum bicolor* 受麦二叉蚜 *Schizaphis graminum* 侵染后,有 80 多个基因的表达量上升或下调(Arimura *et al.*, 2000),利马豆 *Phaseolus lunatus* 被二斑叶螨取食后有 100 多个基因被诱导(Moran and Thompson, 2001)。本研究发现,桃蚜取食马铃薯叶片后,其体内 SA 含量会显著上升,表明蚜虫取食激活并增加了与水杨酸防御信号途径相关的基因表达。施钾并未显著增加马铃薯体内水杨酸含量,但施钾 + 虫害使马铃薯叶片中水杨酸含量达到最高,说明施钾 + 虫害对水杨酸含量的影响具有正交互作用,使其含量大增。这可能是由于外源钾浓度的改变,激活了马铃薯体内的水杨酸代谢途径,通过对 SA 含量的控制可以精巧地调控 SA 途径,使马铃薯向更有利于抵御害虫的方向表达(彭金英和黄勇平, 2005)。苯丙氨酸解氨酶是水杨酸代谢途径中的限速酶和关键酶,其活性升高利于酚类化合物的合成。从春蕾等(2013)研究发现,西花蓟马取食诱导菜豆 PAL 基因的表达量大增;外源信号物质水杨酸甲酯诱导与西花蓟马取食诱导相似,也可以增加菜豆叶片中 PAL 的表达量且效果更为明显。毛红等(2011)研究发现,绿盲蝽 *Apolygus lucorum* 取食、外源 SA 处理后的棉叶中 PAL 表达量均升高,且外源信号物质诱导与绿盲蝽取食诱导相似。本实验中,施钾、虫害及其交互作用均使苯丙氨酸解氨酶活性增加,且施钾 + 虫害处理后苯丙氨酸解氨酶活性增至最高。这些研究与本研究结论相一致。可能是由于 SA 大量产生后,增加了 PAL 基因表达,提高了植物组织对外界胁迫的抗性反应。

蚜害植物体内的 SA 或 MeSA 含量上升,诱导了其下游化学防御物质的产生,以抵抗虫害。超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化氢酶(CAT)和过氧化物酶(POD)是植物体内重要的抗氧化酶,它们在维持氧代谢平衡中起重要作用。当植物受到虫害等胁迫后,细胞膜质过氧化作用加强,氧代谢失调,氧自由基动态平衡被破坏,植物的结构与功能就可能受损伤甚至出现死亡。Zhu-Salzman 等(2004)研究发现,SA 受体就是 CAT, SA 能与 CAT 结合,使其活性受到抑制,植物体内 H_2O_2 含量上升。高含量的 H_2O_2 使害虫中肠造成损害,影响其消化和吸收,降低害虫的体重和生长速率。麦二叉蚜取食高粱后,高粱植株内 SA 和 H_2O_2 含量上升,蚜群的扩散受到有效抑制。POD 还参与细胞壁木质素的合成,使细胞壁增厚,形成一道屏障,以抵御害虫的侵入和扩展。有研

究发现,随叶螨危害时间的延长和虫口密度的增大,海棠叶片 POD 的活性显著升高(贾贞等, 2004)。本研究中,施钾 + 外源水杨酸喷施处理马铃薯后,体内 POD 和 CAT 活性均显著升高。这可能是在外源 SA 诱导下,马铃薯植株中的内源 SA 在抗性反应信号传递中起正面调节作用(彭金英和黄勇平, 2005)。由于马铃薯中 CAT 和 POD 活性的增加,使体内产生的活性氧得到清除,减轻了虫害对马铃薯的持续伤害。高山等(2017)对受到一定浓度盐胁迫的玉米苗期进行研究发现,用一定浓度的外源 SA 处理,可以使玉米植株细胞防御系统中抗氧化酶活性显著提高。此外,施钾后马铃薯植株中 SOD 活性显著升高,而 SA 处理能够抑制活性氧清除酶系活性的下降,提高 SOD 基因的表达,对马铃薯起到保护作用。但施钾增强了水杨酸保护作用的机理尚需进一步研究。

参考文献(References)

Arimura G, Tashiro K, Kuhara S, Nishioka T, Ozawa R, Takabayashi J, 2000. Gene responses in bean leaves induced by herbivory and by herbivore-induced volatiles. *Biochem. Biophys. Res. Commun.*, 277(2): 305 – 310.

Armengaud P, Breitling R, Amtmann A, 2004. The potassium-dependent transcriptome of *Arabidopsis* reveals a prominent role of jasmonic acid in nutrient signaling. *Plant Physiol.*, 136(1): 2556 – 2576.

Bostock RM, Karban R, Thaler JS, 2005. Signal crosstalk and induced resistance: straddling the line between cost and benefit. *Annu. Rev. Phytopathol.*, 43: 545 – 580.

Chaman ME, Copaja SV, Argandoña VH, 2003. Relationships between salicylic acid content, phenylalanin ammonia-lyase (PAL) activity, and resistance of barley to aphid infestation. *J. Agric. Food Chem.*, 51(8): 2227 – 2231.

Cong CL, Zhi JR, Xie LF, Mou F, 2013. Expression of some defense enzyme genes in kidney bean leaves fed by *Frankliniella occidentalis* (Thysanoptera: Thripidae). *Acta Entomol. Sin.*, 56(10): 1174 – 1180. [从春蕾, 郅军锐, 谢路飞, 牟峰, 2013. 西花蓟马取食对菜豆防御基因表达的诱导作用. 昆虫学报, 56(10): 1174 – 1180]

Gao S, Sun WF, Li Y, Shi YL, Qi X, 2017. Physiological and biochemical effects of exogenous salicylic acid (SA) and abscisic acid (ABA) on maize seedlings under salt stress. *Mol. Plant Breed.*, 15(10): 4159 – 4164. [高山, 孙伟峰, 李莹, 史岩玲, 祁新, 2017. 水杨酸(SA)和脱落酸(ABA)对盐胁迫玉米幼苗生长的影响. 分子植物育种, 15(10): 4159 – 4164]

Hui ZL, Wang D, Li ZG, Li ZZ, Li XP, Zhang JL, 2014. Influences of exogenous salicylic acid on growth and resistance physiology of continuous cropping potato. *Agric. Res. Arid Areas*, 32(4): 1 – 8. [回振龙, 王蒂, 李宗国, 李朝周, 李旭鹏, 张俊莲, 2014. 外源水杨酸对连作马铃薯生长发育及抗性生理的影响. 干旱地区农业研究, 32(4): 1 – 8]

Jaiti F, VerdeiL JL, Hadrami IE, 2009. Effect of jasmonic acid on the induction of polyphenol oxidase and peroxidase activities in relation to date palm resistance against *Fusarium oxysporum* f. sp. *albedinis*. *Physiol. Mol. Plant Pathol.*, 74(1): 84 – 90.

Jayasekara TK, Stevenson PC, Belmain SR, Farman DI, Hall DR, 2002. Identification of methyl salicylate as the principal volatile component in the methanol extract of root bark of *Securidaca longepedunculata* Fers. *J. Mass Spec.*, 37(6): 577 – 580.

Jia Z, Song ZW, Jin ZY, Wang L, 2004. Studies on the POD activities in pearleaf crabapple (*Malus zumi*) leaves damaged by plum spider mite (*Tetranychus viennensis*). *Acta Bot. Bor.-Occid. Sin.*, 24(11): 2136 – 2139. [贾贞, 宋占午, 金祖荫, 王莱, 2004. 山楂叶螨危害对海棠叶片 POD 的影响. 西北植物学报, 24(11): 2136 – 2139]

Kästner J, von Knorre D, Himanshu H, Erb M, Baldwin IT, Meldau S, 2014. Salicylic acid, a plant defense hormone, is specifically secreted by a molluscan herbivore. *PLoS ONE*, 9(1): e86500.

Lakshmi DV, Padmaja G, Rao PC, 2012. Effect of levels of nitrogen and potassium on soil available nutrient status and yield of potato (*Solanum tuberosum* L.). *Ind. J. Agric. Res.*, 46(1): 36 – 41.

Li LJ, Wang Q, Han YL, Tan JF, 2009. Study of effects of potassium levels on phenolic and lignin metabolism of wheat and dynamic of aphid population. *Chin. Agric. Sci. Bull.*, 25(17): 143 – 148. [李刘杰, 汪强, 韩燕来, 谭金芳, 2009. 钾水平对小麦酚类物质、木质素代谢和接种蚜虫群体动态的影响. 中国农学通报, 25(17): 143 – 148]

Ma XL, Bai X, Li HJ, Xu SH, Ren Q, 2013. Changes of polyphenol oxidase activity in potato leaves after potassium supply and aphid infestation. *Acta Entomol. Sin.*, 56(12): 1413 – 1417. [马晓林, 白雪, 李惠君, 徐松鹤, 任琴, 2013. 施钾与蚜害处理后马铃薯叶片中多酚氧化酶活性的变化. 昆虫学报, 56(12): 1413 – 1417]

Mao H, Chen H, Liu XX, Zhang QW, 2011. Effects of *Apolygus lucorum* feeding and mechanical damage on defense enzyme activities in cotton leaves. *Chin. J. Appl. Entomol.*, 48(5): 1431 – 1436. [毛红, 陈瀚, 刘小侠, 张青文, 2011. 绿盲蝽取食与机械损伤对棉花叶片内防御性酶活性的影响. 应用昆虫学报, 48(5): 1431 – 1436]

Moran PJ, Thompson GA, 2001. Molecular responses to aphid feeding in Arabidopsis in relation to plant defense pathways. *Plant Physiol.*, 125(2): 1074 – 1085.

Pan M, Yang JP, Li YX, Liu LH, 2005. Changes of three enzymes of the Chinese chive damaged by *Bradysia odoriphage*. *Acta Agric. Bor.-Occid. Sin.*, 14(3): 137 – 140. [潘敏, 杨建平, 李永祥, 刘连航, 2005. 韭菜受迟眼蕈蚊为害后 3 种酶活性的变化. 西北农业学报, 14(3): 137 – 140]

Peng JY, Huang YP, 2005. The signaling pathways of plant defense response and their interaction. *J. Plant Physiol. Mol. Biol.*, 31(4): 347 – 353. [彭金英, 黄勇平, 2005. 植物防御反应的两

种信号转导途径及其相互作用. 植物生理与分子生物学学报, 31(4): 347 -353]

Ren Q, Cao LZ, Su JW, Xie MH, Zhang QW, Liu XX, 2010. Volatile emission of the invasive weed *Eupatorium adenophorum* and its response to *Aphis gossypii* and exogenous methyl jasmonate. *Weed Sci.*, 58(3): 252 -257.

Reymond P, 2013. Perception, signaling and molecular basis of oviposition-mediated plant responses. *Planta*, 238(2): 247 -258.

Smith CM, Boyko EV, 2007. The molecular bases of plant resistance and defense responses to aphid feeding: current status. *Entomol. Exp. Appl.*, 122(1): 1 -16.

Sun YC, Cao HF, Yin J, Kang L, Ge F, 2010. Elevated CO_2 changes the interactions between nematode and tomato genotypes differing in the JA pathway. *Plant Cell Environ.*, 33(5): 729 -739.

Wang Y, Zhang YL, Su JW, Li H, Wang YL, Miao YH, Tan JF, Han YL, 2014. Potassium application for increased jasmonic acid content and defense enzyme activities of wheat leaves infested by aphids. *Acta Ecol. Sin.*, 34(10): 2539 -2547. [王祎, 张月玲, 苏建伟, 李慧, 王宜伦, 苗玉红, 谭金芳, 韩燕来, 2014. 施钾提高蚜害诱导的小麦茉莉酸含量和叶片相关防御酶活性. 生态学报, 34(10): 2539 -2547]

Zhao LY, 2006. Research on the Biochemical and Molecular Mechanism of Induced Defense Responses of Wheat Infested by *Sitoboin avenae*. MSc Thesis, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing. [赵丽艳, 2006. 麦长管蚜取食诱导小麦防御反应的生化及分子机制. 北京: 中国农业科学院硕士学位论文]

Zhu-Salzman K, Salzman RA, Ahn JE, Koiwa H, 2004. Transcriptional regulation of sorghum defense determinants against a phloem-feeding aphid. *Plant Physiol.*, 134(1): 420 -431.

(责任编辑: 赵利辉)